www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm Caldasia 30(1):101-125. 2008

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE LA PALMA MILPESOS *OENOCARPUS BATAUA* EN LOS ANDES COLOMBIANOS

Reproductive biology and pollination ecology of the milpesos palm *Oenocarpus bataua* in the Colombian Andes

LUIS ALBERTO NÚÑEZ-AVELLANEDA
Departamento de Biología, Unitropico, Yopal, Casanare, Colombia. lananunez@gmail.com

ROSARIO ROJAS-ROBLES
Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Colombia. mrrojas@unal.edu.co

RESUMEN

Entre agosto de 2005 y julio de 2006 estudiamos la fenología, la biología floral y el sistema reproductivo de una población de *Oenocarpus bataua* (Palmae) en los Andes colombianos. Evaluamos el sistema de polinización y determinamos la abundancia, el comportamiento y la eficiencia de los polinizadores. La población floreció a lo largo del año con un pico entre diciembre y enero. Cada inflorescencia pasa por una fase masculina, una intermedia no reproductiva y una fase femenina. La antesis ocurre en la noche, con producción de aromas y aumento en la temperatura de las inflorescencias. Durante la fase masculina la temperatura de la inflorescencia fue 5.8 ºC, mayor que la temperatura ambiental y mayor que el aumento de la temperatura en la fase femenina 4.2 ºC. El aroma floral está compuesto predominantemente por α-gurjuneno, ciclozativeno y trans-cariofileno. Las flores fueron visitadas por 81 especies de artrópodos, principalmente de Coleópteros. Las inflorescencias en fase masculina son visitadas en busca de alimento (polen, tejidos vegetales, presa) y lugar para apareamiento. Las flores femeninas no ofrecen recompensas y atraen a los polinizadores por mimetismo químico. La similitud entre los compuestos químicos del aroma de las inflorescencias en fase masculina y femenina de *O. bataua* es alta (92%), como ocurre en otras especies de palmas. *O. bataua* es monoica, xenogámica, autoincompatible y dicogámica con protandria marcada. No encontramos evidencia de transporte de polen a grandes distancias por el viento y al parecer la polinización es principalmente por Coleópteros. Las siguientes especies fueron los polinizadores más efectivos, Baridinae Gen 4, sp. 1, *Phyllotrox* sp. 35, *Anchylorhynchus* sp. 2, *Anchylorhynchus tricarinatus* (Curculionidae) y *Mystrops* sp. 1 (Nitidulidae), los cuales son responsables del 97 % del flujo de polen entre inflorescencias. La dependencia mutua, el grado de interrelación y la distribución geográfica similar entre *O. bataua* y sus polinizadores, sugiere un importante grado de especialización no evidenciado con anterioridad para esta especie.

Palabras clave. Arecaceae, polinizadores efectivos, aromas florales, cantarofilia, termogénesis.

ABSTRACT

Between August 2005 and July 2006 we studied phenology, floral biology and the reproductive system in a population of *Oenocarpus bataua* (Palmae) in the Colombian Andes. We evaluated the pollinations system and we determined abundance, behavior and pollination effectiveness. The flowering occurs throughout the year with a peak between December and January. The inflorescence has a male phase, followed by a non-sexual phase and finally the female phase. The flower anthesis is nocturnal with production of floral scents and temperature increment in the inflorescences. During the male phase the temperature of the inflorescence was 5.8 ºC, higher than the environmental temperature and higher than the increased temperature in the female phase 4.2 ºC. The floral scents are conformed by α-gurjunene, cyclosativene and trans-caryphyllene as predominant compounds. The flowers were visited by 81 species of arthropod, mainly Coleoptera. The inflorescences in the male phase are visited by insects searching for food (pollen, vegetables weaves, prey) or a place to mate. The female flowers offer no reward, and attract visitors by odor mimicry. Like in other palms, the similarity between chemical compounds of the floral scents of the inflorescences in male and female phase of *O. bataua* is high (92%). *O. bataua* is monoecious, xenogamic, self-incompatible and dichogams with marked protrandus. We did not find evidence of transportation of pollen to great distances by the wind and apparently the pollination is mainly by Coleoptera. The following species were the most effective pollinators: Baridinae Gene 4, sp. 1, *Phyllotrox* sp. 35, *Anchylorhynchus* sp. 2, *Anchylorhynchus tricarinatus* (Curculionidae) and *Mystrops* sp. 1 (Nitidulidae), which are responsible for 97% of the flow of pollen between inflorescences. The mutual dependency, the degree of interrelation and the similar geographic distribution between *O. bataua* and its pollinators, suggests an important degree of specialization previously non demonstrated for this species.

Key words. Arecaceae, effectiveness pollinators, floral scents, cantharophily, thermogenesis.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre biología reproductiva, fenología, biología floral, sistema reproductivo y ecología de la polinización se han enfocado a entender la evolución de estrategias reproductivas, aspectos ligados directa o indirectamente con el éxito reproductivo de las plantas (Dafni 1992, Kearns & Inouye 1993). Las palmas son un grupo de plantas excepcionalmente interesante para estudios en biología reproductiva, ya que ofrecen una amplia variación de morfología en sus inflorescencias, brácteas y órganos florales (Ulh & Moore 1977), diferentes secuencias en su fenología, modelos de crecimiento (De Steven *et al.* 1987, Henderson 2002) y relaciones ecológicas de una alta especialización, tanto en los sistemas reproductivos como en las interacciones que establecen con sus insectos polinizadores (e.g Jelínek 1992, Ervik 1995, Küchmeister 1997, Küchmeister *et al*. 1998, Henderson 2002, Núñez *et al*. 2005). A pesar de su importancia ecológica y evolutiva, la polinización en palmas ha sido poco estudiada y tan solo hay información de un número reducido de ellas (Henderson 1986, Henderson 2002).

Oenocarpus bataua Martius, es un ejemplo de dicha afirmación ya que pese a su amplio rango de distribución geográfica, su importancia ecológica, económica y cultural, muchos aspectos básicos de su biología reproductiva

y de su ecología son aún completamente desconocidos. Los trabajaros realizados sobre esta especie en los últimos años tratan sobre su distribución geográfica, características botánicas, aspectos taxonómicos (Galeano & Bernal 1987, Bernal *et al*. 1991, Galeano 1992, Henderson *et al*. 1995), usos y alternativas de aprovechamiento (Balick 1992), aspectos muy generales sobre ecología y biología reproductiva (Balick 1992, Duque 2000), fenología (Collazos & Mejía 1988, Vélez 1992, Miller 2002, Ruiz & Alencar 2004), polinización (García 1988, Küchmeister *et al*. 1998) y algunos aspectos demográficos (Arango 2004).

Por todo lo anterior, el objetivo de este trabajo fue estudiar la fenología, la biología floral, el sistema reproductivo y la ecología de la polinización, analizando atrayentes y recompensas ofrecidos por las flores, eficiencia de los visitantes florales en la polinización y composición química de los aromas florales de *O. bataua*. Esta información resulta importante y prioritaria debido al proceso de domesticación iniciado hace varios años, al acelerado deterioro de los ecosistemas que alojan sus poblaciones y a los posibles planes de manejo requeridos para el aprovechamiento sostenible de esta especie económicamente promisoria.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona y especie de estudio

La investigación se llevó a cabo en dos fragmentos de bosque húmedo premontano (bh-PM). Los fragmentos se encuentran sobre la Cordillera Central, al nordeste del departamento de Antioquia, en la cuenca media del río Porce (6°45'Norte, 75°06' Oeste), con altitud entre 925 y 1100 m. La precipitación media anual es de 1915 mm, con una estación seca entre diciembre y febrero (precipitación mensual menor de 100 mm) y una estación húmeda entre marzo y noviembre, con una leve disminución de la precipitación entre junio y agosto. De acuerdo con los datos de la estación climática El mango cercana al área de estudio, entre mayo de 2003 y mayo de 2007, la temperatura media fue de 22.7°C. La humedad media mensual durante el mismo periodo varió entre 77.9 y 100% y la radiación solar vario entre 181.5 y 256.8 watts/m^2.

Adicionalmente se hicieron colectas de insectos visitantes de inflorescencias de *O. bataua* en el corregimiento de Tutunendó (5°42'Norte, 76°37' Oeste), municipio de Quibdó, departamento del Chocó en la Costa del pacifico colombiano y en inmediaciones del municipio de La Macarena, departamento del Meta (2º28'Norte73°49' Oeste) en la Orinoquia Colombiana.

***Oenocarpus bataua* (Milpesos).** Es una palma monocaule arborescente con alturas de 3 a 28 metros (Henderson *et al.* 1995). Se encuentra distribuida en todos los países de la región tropical suramericana, como en la costa pacífica colombiana y ecuatoriana, desde el centro de Bolivia hasta el norte de Venezuela, y desde la vertiente oriental de la cordillera de los Andes hasta el delta del río Amazonas. Es una especie propia de zonas bajas tropicales y en muchas ocasiones alcanza más de 1000 msnm sobre las pendientes andinas (Galeano & Bernal 1987, Balick 1992, Galeano 1992, Henderson *et al.* 1995). Es una especie altamente promisoria entre las palmas americanas, ya que el aceite extraído de sus frutos tienen composición química similar (Balick, 1992) y la pulpa contiene proteínas de alta calidad (Balick & Gershoff 1981). Las comunidades indígenas y afrodescendientes usan el aceite para cocinar, para lubricar sus armas, como cosmético (para el cabello) y con la pulpa preparan una bebida muy apreciada. Sus frutos son fuente de alimento, tanto para animales silvestres como domesticados. Las hojas se utilizan para

el techado de construcciones provisionales y la confección de canastas; los troncos se utilizan eventualmente como horcones en la construcción de viviendas (Galeano & Bernal 1987, Balick 1992, Henderson *et al*. 1995).

Métodos

La investigación la realizamos desde agosto de 2005 a julio de 2006 con visitas mensuales entre 10 y 18 días cada una. Marcamos todos los individuos de *O. bataua* que presentaban alguna fase reproductiva (yema floral, inflorescencia con flores en antesis, inflorescencia vieja y frutos en formación), ubicados a lo largo de los costados de un sendero preestablecido en cada uno de los dos fragmentos de bosque. Realizamos seguimiento a un total de 624 individuos encontrados en los dos fragmentos y las observaciones se realizaron en 220 individuos que florecieron durante el estudio. Las observaciones de fenología poblacional se hicieron desde el suelo con binoculares (Vitacom Zoom MC 10-50 x 30). Las observaciones de eventos reproductivos y ecología de la polinización, se realizaron llegando directamente a las inflorescencias utilizando para ello escaleras de aluminio de 15 metros y con equipo de ascenso, a aquellas flores con alturas superiores.

Morfología de la inflorescencia

Realizamos la descripción morfológica y medimos la altura a la que se encontraron las inflorescencias en 126 individuos de *O. bataua*. Contamos el número de raquilas por inflorescencias, y el número de flores masculinas y femeninas en cada raquila. Determinamos la disposición de las flores en las raquilas y la longitud de flores masculinas y femeninas. Estimamos el número total de flores por inflorescencia multiplicando el número de flores de cada raquila por el promedio de raquilas contadas en 56 inflorescencias.

Fenología y biología floral

Monitoreamos la ocurrencia de floración en 220 adultos. La fenología poblacional se evaluó a partir de la sincronía de la floración, la cual calculamos como el porcentaje de individuos del total de la población que florecieron cada mes. Consideramos evento asincrónico cuando menos del 20% de individuos florece, sincronía baja entre 21 y 60% y sincronía alta cuando más del 60 % de los individuos florece al mismo tiempo (Bencke & Morellato 2002). A nivel de la inflorescencia registramos la hora de apertura de la yema y la duración de las etapas reproductivas por las que pasa cada inflorescencia.

Registramos la hora de apertura de las flores, el ritmo diario de antesis de los botones florales, la receptividad estigmática y la presentación y longevidad del polen. Realizamos observaciones directas de los botones florales y flores abiertas a intervalos de 6, 12 y 24 horas. La receptividad estigmática la evaluamos de tres formas: 1. Observación directa a los estigmas, observando cambios morfológicos, de coloración y presencia de exudados. 2. Indicación de presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrógeno (Kearns & Inouye 1993) y pruebas con test de colorimetría aplicando solución Perex Test de Merck (Dafni 1992). Las soluciones se aplican sobre los estigmas y la presencia de burbujeo constante y cambio de coloración dan indicios de receptividad estigmática. 3. Polinizaciones controladas a intervalos de 24 horas durante y a lo largo de la fase femenina.

Evaluamos la viabilidad, tomando polen de 10 inflorescencias en distintos individuos de *O. bataua* y lo colocamos a germinar en una solución de sacarosa al 20% (concentración ideal evaluada previamente). Las pruebas se realizaron cada 24 horas después de la dehiscencia de las anteras y hasta terminada la fase masculina. Realizamos tres replicas por inflorescencia y consideramos un grano

viable aquel que presentó tubos polínicos más grandes que dos veces su diámetro.
El aumento de la temperatura interna fue medido con termómetros digitales Cox Technologies, Inc., 69 McAdenville Road, Belmont, North Carolina 28012, USA, con rango de temperatura entre -35 y 210ºC. Realizamos mediciones puntuales en 15 yemas cerradas de individuos distintos y en 15 individuos con inflorescencias en estados reproductivos distintos (al inicio de cada fase, durante la senescencia de las flores masculinas, al final de cada fase y al inicio de la formación de frutos). Se introdujo el sensor de los termómetros y registramos la temperatura interna de la inflorescencia, la cual fue comparada con la temperatura del ambiente medida con otro termómetro en paralelo.

Evaluamos la presencia de néctar en las flores utilizando papel testigo de glucosa (Glucostix ™) y estimamos el número de granos de polen por antera utilizando un hemacitometro (Dafni 1992) y a partir de la estimación calculamos el número de granos por flor. La estimación del número de granos de polen por inflorescencia la obtuvimos multiplicando el número de granos por flor por el promedio del número de flores que presenta una inflorescencia.

Aromas florales

Colección. Colectamos el aroma floral *in situ*, en cinco inflorescencias en fase masculina y cinco en fase femeninas de *O. bataua*. Para la colección del aroma utilizamos la técnica de adsorción "headspace" (Knudsen 1999). Las inflorescencias se encerraron en una bolsa de poliacetato y con una bomba de aire conectada a una batería, se succionó y concentró entre 6 y 12 horas el aire y volátiles dentro de tubos de teflón que contenían una mezcla de carbón activado y Tenax Gr. Paralelamente, se tomaron muestras control, de estructuras vegetativas.

Aislamiento y separación. El análisis de la composición química lo realizamos en el laboratorio de química de aromas de la Universidad Nacional de Colombia. El contenido de cada tubo fue diluido con 1.0 ml de éter etílico. La separación de los compuestos volátiles se realizó mediante cromatografía de gases y la definición de los compuestos con un espectrofotómetro de masas (GC-MS) Shimadzu GC17AMSDQP-505A.

Identificación de compuestos. La identificación de los compuestos químicos la realizamos mediante comparaciones de espectros de masa y tiempos e índices de retención con compuestos de referencia auténticos, e identificaciones tentativas se hicieron por comparaciones con espectros disponibles en librerías de compuestos provenientes de bases de datos. Una vez identificados los compuestos se realizaron comparaciones entre la fase masculina y femenina.

Polinización por viento

Para determinar la dispersión de polen y posible polinización anemófila, colocamos trampas para polen en 6 palmas, tres inflorescencias en fase masculina y tres en fase femenina. Cada trampa contenía nueve láminas porta objetos recubiertas con vaselina y sostenidas con soportes en tres líneas radiales con ángulo de 90 grados entre ellas. Las distancias de ubicación de las trampas a las inflorescencias cambiaron según la fase. Como en la masculina se trata de evaluar la dispersión de polen éstas se ubicaron a 50, 100 y 150 cm de distancia. En la fase femenina se busca evaluar la posible llegada del polen a las flores, las trampas se ubicaron a 5, 10 y 20 cm de distancia. En los dos casos se dejaran expuestas 24 horas, se retiraron las láminas, se contaron los granos de polen y se determinó diferencias entre granos de polen por distancia y entre fases.

Sistema reproductivo

Realizamos polinizaciones controladas en cuatro tratamientos 1. Apomixis (AP) sin polinización. 2. Alogamia (AL) polinizando con polen de diferentes fuentes. 3. Auto-compatibilidad inducida (AC), polinizando con polen de flores masculinas de la misma inflorescencia y 4. Polinización abierta (PA) polinización ocurrida en forma natural sin intervención. Para cada uno de los tratamientos se aislaron con malla sintética y luego se polinizaron 600 flores, 20 flores por raquila, 3 raquilas por inflorescencia en 10 individuos de *O. bataua.* En todos los casos menos en PA, las flores permanecieron aisladas con malla sintética al menos 30 días y posterior a cada una de las pruebas, se verificó la formación de frutos y se calculó el porcentaje de frutos formados. De los frutos formados y que alcanzaron a madurar se tomaron 30 semillas y se les evaluó su viabilidad con solución de trifenil tetrazolium al 1% incubado en oscuridad según la técnica descrita por Kearns & Inouye (1993). Evaluamos las diferencias entre tratamientos y los comparamos con los resultados de la polinización abierta. El grado de compatibilidad genética lo evaluamos mediante el índice de incompatibilidad propuesto por Zapata y Arroyo (1978).

Visitantes florales y polinizadores

En 30 inflorescencias de *O. bataua* realizamos observaciones directas del comportamiento de los visitantes. Las observaciones las realizamos a lo largo de las fases masculinas y femeninas de cada palma. Tuvimos en cuenta la hora de llegada a la flor y salida de ella, actividad dentro de la flor, recurso aprovechado, permanencia en la flor y contacto con estigmas en fase femenina. Con base en el tipo de recurso aprovechado por cada visitante, estos se clasificaron en diferentes grupos funcionales de acuerdo a Kevan & Beaker (1983). **Polinívoros obligados-monófagos.** Visitantes que se alimentan en estado adulto y larval del polen de una sola especie de palma, se aparean y realizan parte o su ciclo completo dentro de la flor o estructuras de la inflorescencia. **Polinivoros obligados-polifagos**. Visitantes que se alimentan de polen obtenido de varias especies de palma. **Herbívoros.** Visitantes que acceden y consumen tejidos florales de las inflorescencias. **Depredadores.** Visitan las inflorescencias y depredan los huevos, larvas y otros insectos visitantes. **Parasitoides**. Insectos que parasitan huevos, larvas o adultos de los insectos que realizan sus ciclos de vida dentro de la inflorescencia. **Saprófagos.** Son visitantes que se alimentan de tejidos de la flor en descomposición, residuos dejados por los visitantes y hongos que se forman a lo largo de los cambios morfológicos de la inflorescencia.

Abundancias

Durante cada uno de los 12 meses de muestreo colectamos visitantes de las inflorescencias en fase masculina y femenina en tres individuos de *O. bataua*. Las colectas las realizamos al inicio de la senescencia de las flores masculinas (momento de mayor actividad) y en el momento en el que la mayoría de flores femeninas presentaban los estigmas receptivos. Para cada colecta utilizamos bolsas plásticas transparentes, con las cuales se cubría por completo la inflorescencia y con fuertes sacudidas los visitantes caían dentro. Dicho procedimiento lo repetimos cada 12 horas sobre el mismo individuo durante dos días consecutivos en cada fase y en cada individuo. Las abundancias relativas las calculamos como la suma de las abundancias parciales en cada recolecta. Categorizamos cada una de las especies de visitantes como **muy abundantes** ***, cuando su número sobrepasaba los 500 individuos, ****Abundantes** las especies presentaban abundancias entre 100 y 450 individuos, ***raro** aquellas especies con 5- 20 individuos,

+ **esporádicos,** especies únicamente con 1-4 individuos y – ausente cuando no se encontraban en la fase femenina.

Fidelidad

La fidelidad entendida como el acceso exclusivo de un insecto a las flores de una planta específica (Pellmyr 2002), la evaluamos comparando la presencia de cada insecto en las inflorescencias en fase femenina de *O. bataua* con los insectos que visitaban las inflorescencias de las palmas simpátricas *Oenocarpus mapora* (Karsten) y *Euterpe precatoria* **(**Mart), palmas de estrecha relación filogenética con *O. bataua*. Cuantificamos la fidelidad da cada insecto con base a la relación F= 1/n, donde n= número de especies de palmas que el insecto visitó en el área de estudio. Cuando F= 1 (evidencia de acceso exclusivo) y cuando F<1 (No hay exclusividad).

Constancia

La constancia entendida como la llegada permanente y continua de individuos de la especie de polinizador a las flores de una planta en todo su periodo reproductivo (Faegri & Van der Pijl 1979). Determinamos la constancia a partir de la evaluación de estacionalidad o fluctuación de la visita de cada una de las especies de insectos a lo largo de los doce meses del estudio. La estacionalidad la determinamos a partir del cálculo del índice de fluctuación de Dubois (Dubois 1973 citado por Guisande 2005). El índice permite cuantificar el grado de estabilidad o variación de la abundancia de visitantes en el tiempo. En donde $D = \sum^{s} p_i \log_2(p_i/p_{im})$, con s = número de especies, p_i= proporción relativa de cada especie por mes (abundancias relativas de cada visitante en cada uno de los meses) y p_{im} = estado de referencia que se calcula como la media de las proporciones relativas para las especies durante el periodo de estudio (Guisande 2005). Con base en el índice clasificamos a los visitantes en tres categorías, constancia máxima (CMa), constancia intermedia (CI), constancia mínima (CMi).

Eficiencia. La eficiencia de los visitantes como polinizadores efectivos la evaluamos calculando y comparando la importancia relativa de cada visitante como polinizador. Para ello proponemos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) asociados a las palmas. Para el cálculo del índice tuvimos en cuenta las siguientes variables: capacidad de transporte de polen desde la flor masculina (CTP), capacidad de transporte de polen a las flores femeninas (ETP), abundancia (A), fidelidad (F) y constancia floral en fase femenina (C). A partir del (IVIP) calculamos la importancia relativa de cada polinizador (IRP), y de acuerdo al IRP categorizamos los visitantes en tres grupos: polinizadores principales (alta eficiencia), polinizadores secundarios (baja eficiencia) y visitantes sin participación en la polinización.

IVIP=A * CTP * C *F* ETP.

A = abundancia del insecto en las flores en fase femenina. **CTP** = capacidad de transporte de polen (número de granos de polen cargados al salir de la flor en fase masculina). **F =** fidelidad, calculada como 1/n (n= número de especies de palmas que el insecto visitó en el área de estudio). **C** = constancia, calculada como frecuencia/flor muestreada. **ETP** = eficiencia en el transporte de polen (número de granos de polen cargados al llegar en fase femenina).

Para determinar el CTP y ETP capturamos 5 insectos de cada una de las especies que visitaron las inflorescencias en fase femenina. Preservamos las muestras en alcohol al 70 %. En el laboratorio con la técnica de Núñez (1999) modificada de Pascual & Cano (1988), se procedió a la separación y conteo de las cargas de polen.

La importancia relativa de cada polinizador se calculo como el porcentaje de granos de polen que vierte cada polinizador del total del polen vertido por todos los polinizadores.

IRP= IVIP / ∑IVIP * 100

La fidelidad, constancia y eficiencia sólo fueron evaluadas para los visitantes de las inflorescencias en fase femenina, debido a que éstos son los que realmente participan en la polinización.

Distribución

Para evaluar el grado de distribución de los insectos que visitan las inflorescencias con respecto a la distribución de *O. bataua,* colectamos visitantes de 2 inflorescencias en fase masculina y 2 en fase femenina en dos localidades adicionales, en el municipio de Quibdó-Chocó en la Costa del Pacifico y en el municipio La Macarena-Meta en la Orinoquia. Cubriendo así tres de las cuatro regiones en donde se distribuye *O. bataua* en Colombia.

RESULTADOS

Morfología de la inflorescencia

O. bataua es una palma de estipe solitario, liso y conspicuamente anillado (Figura 1a), con alturas de 4 a 26 metros (n = 126), diámetros de 54 ± 9,1(DS, n = 44) cm y 14 ± 3 (DS, n = 44) hojas. Es monoica, con inflorescencias infrafoliares que se exponen a 16 ± 3 (DS, n = 126) metros del piso. Cada inflorescencia puede tener hasta dos metros de largo, incluyendo pedúnculos florales de hasta 40 cm. El raquis presenta 217 ± 52 (DS, n = 56) raquilas simples insertadas lateral y adaxialmente, densamente dispuestas en forma de cola de caballo (Figura 1b-c). La distribución de flores en las raquilas es en tríadas en la parte proximal y en díadas hacia la parte apical (Figura 1d). Cada tríada está conformada por una flor central femenina y dos laterales masculinas y las díadas están conformadas por dos flores masculinas (Figura 1d-e). Una raquila puede contener 327 ± 43 (SD, n = 126) flores masculinas y 60 ± 31(SD, n = 126) flores femeninas. Cada inflorescencia contiene 72 920 ± 9609 (SD, n = 126) flores masculinas y 30 421 ± 15 951 (SD, n = 126) flores femeninas. La inflorescencia es de un color amarillo blanquecino y posterior a la apertura de la espata adquieren coloraciones pardas y al darse la fecundación de sus flores adquieren una coloración amarillo ocre. Cada flor masculina (Figura 1e) tiene 0.7 ± 0.4 (DS, n = 16) cm de longitud, lleva 12 ± 2 (DS, n = 16) anteras y cada flor femenina tiene 0.8 ± 0.4 (n = 16) cm, lleva tres estigmas sobre un estilo corto.

Fenología

Encontramos 624 individuos de los cuales 220 (35%) florecieron durante el período de estudio. La intensidad mensual de floración varió con pocos individuos floreciendo a lo largo del año pero con un pico entre diciembre-febrero, periodo de más baja precipitación en el año (Figura 2). Los individuos de la población presentaron asincronía en la floración, menos del 20% de ellos florecieron simultáneamente. La población presenta una fluctuación rítmica en la floración, en la cual un número constante de individuos de la población florecen alternadamente.

Fenología de las inflorescencias

En muy pocos individuos se presenta más de una yema floral simultánea y en aquéllos que las presentaron no se observó simultaneidad en la floración. La antesis de *O. bataua* tienen una duración de 28-32 (n = 44) días. Inicia con una fase masculina de 13-15 (n = 44) días, continua con una fase intermedia inactiva que tiene una duración de 7-9 (n = 44) días y finaliza con una fase femenina de 5-7 días (n = 44) (Figura 3).

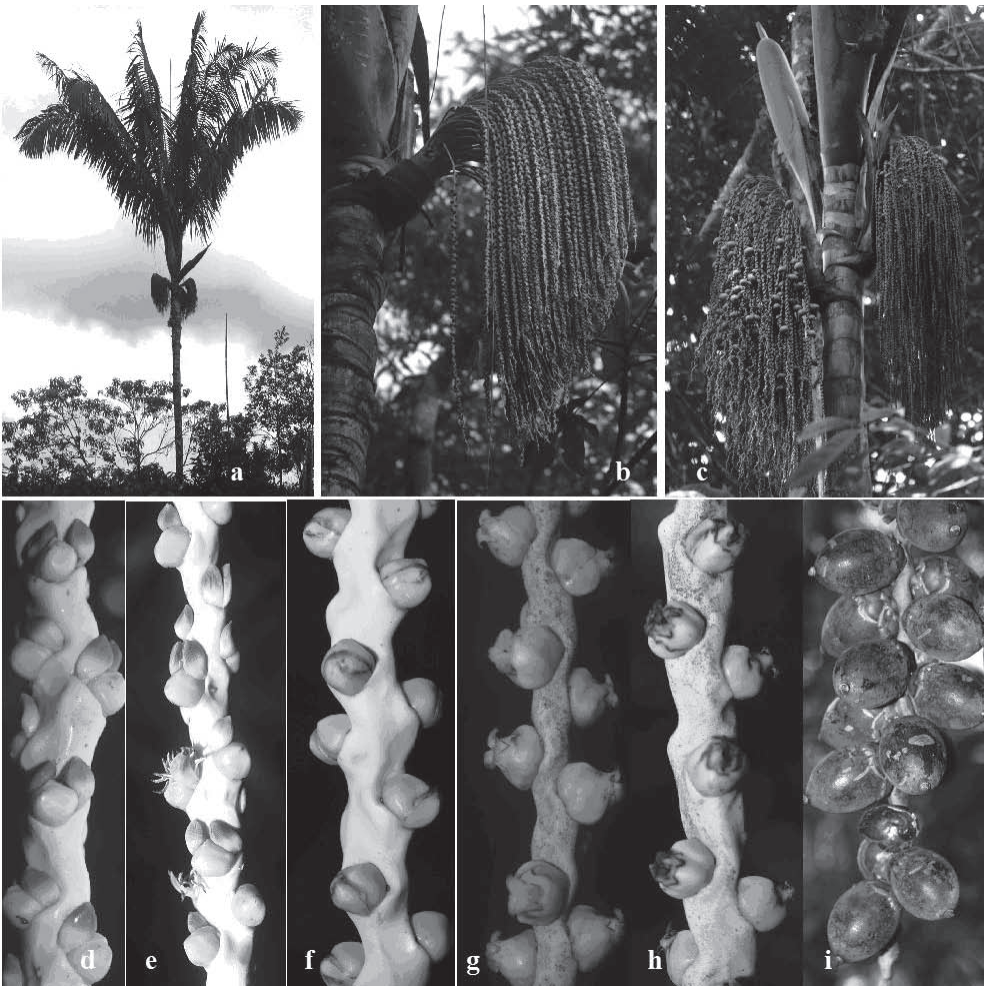

Figura 1. Caracteres florales de *O. bataua*: Hábito (a), inflorescencia (b), yemas florales (c), distribución de triadas y diadas en una raquila (d). Fases de la fenología floral: flor masculina en antesis (e), fase intermedia (f) antesis flores femenina (g), fin de la fase femenina, (h) frutos maduros (i).

Biología floral

La especie es protandra, con antesis nocturna, termogénica y las flores liberan un fuerte aroma que se percibe durante todo el periodo en que las flores están abiertas. Los eventos reproductivos de *O. bataua* se pueden resumir en cinco fases diferenciables desde la apertura de la espata o yema floral hasta la formación de frutos (Figura 1d-1i). La primera fase inicia cuando abre la bráctea y los botones florales de las tríadas y díadas quedan expuestos (Figura 1d). En la segunda fase, ocurre la antesis de las flores masculinas (Figura 1e); la apertura de las flores masculinas en ocasiones inicia desde el momento mismo de la apertura de la bráctea o cuando abren los botones en la primera noche y se extiende hasta por quince días. En la tercera fase, han caído todas las flores masculinas y quedan los botones de las flores femeninas (Figura 1f). La cuarta fase inicia con la exposición

de los estigmas (Figura 1g) que según las pruebas pueden durar receptivos hasta por 2 días, si no ha ocurrido la polinización. La quinta etapa corresponde a la senescencia de los estigmas, coincidiendo con la terminación de su receptividad e inicio de la formación de frutos (Figura 1h) que luego de ocho a doce meses maduran (Figura 1i).

Una flor masculina es funcional entre 12-24 horas, luego de éste periodo entra en senescencia y cae de la inflorescencia. Al final de la tarde y entre 18:30 y 20:30 abren nuevas flores en la raquila sin ningún orden aparente, ya que se pueden encontrar flores en antesis en las tríadas y díadas de cada raquila. El ritmo diario de floración es relativamente constante

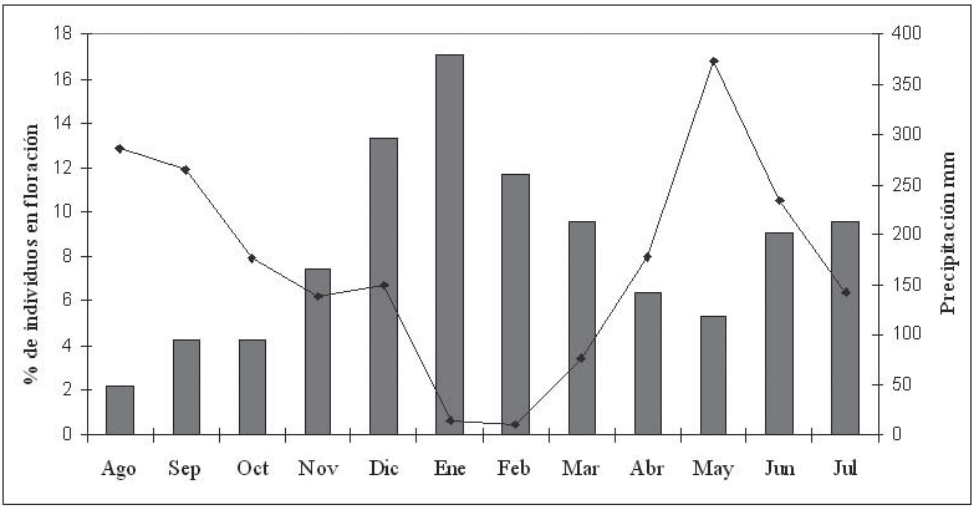

Figura 2. Proporción mensual de individuos de *O. bataua* en floración, a lo largo de un año de observación.

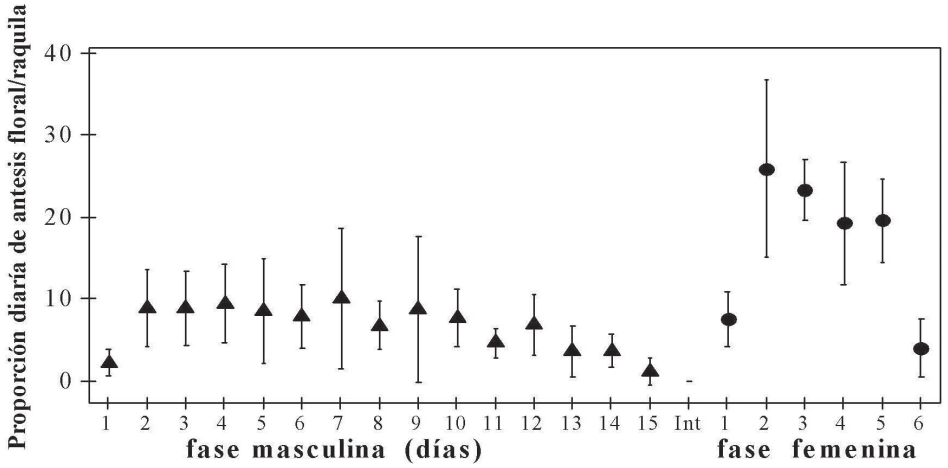

Figura 3. Valores diarios de flores en antesis por raquila, fase masculina indicada como (▲), fase intermedia Int (-), y fase femenina (●).

presentando los valores más bajos en el primer y último día (Figura 3). Las flores femeninas muestran un ritmo de floración similar al de las flores masculinas, con pocas flores en antesis al inicio y final de la fase, y con un número mayor pero constante durante los cuatro días restantes (Figura 3). La presencia de fuerte aroma siempre fue notoria cuando las flores estuvieron en antesis y coincidió con el aumento de la temperatura interna de las inflorescencias que alcanzo en promedio 4.5 ± 2.3 (DS, n = 15) °C por encima de la temperatura ambiental en fase femenina y 5.8 ± 1.7 (DS, n = 15) °C en fase masculina. El polen presentó un porcentaje de viabilidad entre 70 y 85% sin diferencias significativas a lo largo de la fase masculina. Las flores de las inflorescencias en fase masculina producen grandes cantidades de polen. Se estimó la cantidad promedio de granos de polen de *O. bataua* en 12946 ± 3245(DS, n = 9) granos por antera, 129 464 ± 6721 (DS, n = 10) por flor, y 9 440 514 880 ± 56 784 (DS, n = 4) por inflorescencia.

Aromas florales

Las inflorescencias en fase femenina y masculina de *O. bataua* producen un fuerte y persistente aroma, el cual desciende en intensidad a medida que la flor se hace más vieja. El análisis químico indica que el aroma de las inflorescencias en fase masculina y femenina fue similar en un 92% (índice de Sørensen) y que todas las muestras están conformadas por una mezcla que en promedio contiene 31 ± 3 (DS, rango 27- 38, n = 10) compuestos (Anexo 1) de los cuales el α-gurjuneno constituye el 43%, el ciclozativeno el 25%, y el trans-cariofileno el 9,8% siendo estas las sustancias predominantes en la mezcla.

Polinización por viento

Puede haber dispersión de polen pero no a grandes distancias, ya que solo encontramos polen en las trampas colocadas a 50 cm de distancia de las inflorescencias en fase masculina. Se contabilizó un total de 1567 granos (81 láminas). Las láminas colocadas a 0,5 m contenían el 53%, las de 1 m de distancia contenían el 35% y el restante 2% en las láminas colocadas a 1,5 metros. En las trampas colocadas cerca de inflorescencias en fase femenina no se encontró polen en ninguna de las 81 láminas, lo que nos permite determinar que el flujo de polen por el viento es bajo, por lo que la anemofilia puede no contribuir eficientemente en la polinización de *O. bataua.*

Sistema reproductivo

Los ensayos con polinizaciones controladas indican que *O. bataua* es predominantemente xenógama, debido a que la proporción de semillas viables formadas por alogamia fue de 71% sin diferencias significativas con las pruebas de polinización abierta 92%. No se presenta apomixis y la autopolinización es improbable. El bajo porcentaje en la viabilidad de sus semillas y el bajo valor del ISI (0.019) dan prueba de su autoincompatibilidad.

Visitantes florales y polinizadores

Riqueza

Las inflorescencias de *O. bataua* en fase masculina fueron visitadas por 81 especies de insectos y otros artrópodos (Tabla 1), las cuales presentaron diferencias en abundancias y comportamiento. El Orden Coleoptera fue el más diverso. Entre las familias con el mayor número de especies están Curculionidae con 22 especies (Figura 4), Scarabaeidae con 3 especies, Staphylinidae con 5 especies y Nitidulidae con 2 especies. Las especies de abejas sociales (Meliponinae) y los parasitoides ambos del orden Hymenoptera, presentaron 9 y 14 especies respectivamente (Tabla 1). La diversidad de visitantes en la fase femenina fue menor con 32 especies de insectos visitando las flores cuando los estigmas aún permanecían receptivos. La mayoría de los visitantes en esta fase, coincidieron con las especies más abundantes de la fase masculina (Tabla 1).

Tabla 1. Visitantes florales de una población de la palma *Oenocarpus bataua* en bosque premontano de los Andes colombianos de agosto de 2005 a julio de 2006.

ORDEN / FAMILIA / Genero	Fase masculina	Fase femenina	Grupo funcional	Localidad	Constancia
COLEOPTERA					
CURCULIONIDAE					
Derelomini					
Anchylorhynchus sp. 2	**	***	POM	P, Q, LM	CMa
Anchylorhynchus tricarinatus	**	**	POM	P, Q, LM	CMa
Phyllotrox sp. 35	***	***	POP	P, Q, LM	CMa
Phyllotrox sp. 36	+	-	POP	P	CMi
Phyllotrox sp. 39	+	-	POP	P, Q	CMi
Phytotribus sp .3	*	-	POM	P, Q	CI
Phytotribus sp. 1	*	-	POP	P, Q	CI
Phytotribus sp. 2	+	-	POP	P, Q	CMi
Terires sp. 1	*	*	POP	P, Q	CI
Terires sp. 2	*	+	POP	P, Q	CI
Andranthobius sp. 1	*	*	POM	P, Q	CMi
Derelomus sp. 1	+	+	POP	P, Q	CMi
Perelleschus sp. 1	*	-	POM	P, Q	CI
Baridinae					
Baridinae Gen 4, sp. 1	***	***	POP	P, Q, LM	CMa
Baridinae Gen 2, sp. 1	+	-	HER	P, Q,	CMi
Baridinae Gen 3, sp. 1	+	-	HER	P, Q,	CMi
Cryptorhynchinae Gen 1, sp.1	+	-	POP	P, Q,	CMi
Palmocentrinus sp. 1	+	-	POP	P, Q,	CMi
Rhynchophorinae					
Metamasius hemipterus	+	-	POM	P, Q, LM	CMi
NITIDULIDAE					
Mystrops sp.1	**	**	POM	P, Q, LM	CMa
Mystrops sp. nov. 2	*	*	POP	P, Q, LM	CMa
STAPHYLINIDAE					
Aleocharinae					
Amazoncharis sp.1	*	-	SAP	P, Q, LM	CMa
Amazoncharis sp.2	*	*	SAP	P, Q, LM	CI
Aleochara sp.1	*	+	POP	P	CI
Staphylininae					
Xanthopygus sp.1	**	+	POP	P, Q, LM	CI
CHRYSOMELIDAE					
Alticinae					
Longitarsus sp. 1	*	+	HER	P, Q	CMi
Galerucinae					
Monolepta sp. 1	*	+		P, Q, LM	CMi
SCARABAEIDAE					
Dynastinae					
Cyclocephala discolor	*	+	HER	P, Q, LM	CMi
Cyclocephala stictica	*	+	HER	P, Q, LM	CMi
Aspidolea fuliginia	*	+	HER	P, Q, LM	CMi
CERAMBICIDAE					
sp.1	*	*	POP	P	CMi
CLERIDAE	*	-			
sp.1	+	-	HER	P	CMi
HYMENOPTERA					
APIDAE					
Apis mellifera scutellata	+	-	POP	P, LM	CMi

ORDEN / FAMILIA / Genero	Fase masculina	Fase femenina	Grupo funcional	Localidad	Constancia
Meliponinae					
Oxytrigona daemoniaca	**	*	POP	P, Q,	CMi
Oxytrigona mellicolor	**	*	POP	P, Q,	CMi
Scaptotrigona sp.1	**	*	POP	P, Q,	CMi
Partamona sp. 1	*	+	POP	P, Q, LM	CMi
Partamona sp. 2	+	-	POP	P, Q, LM	CMi
Plebeia aff. *timida*	*	*	POP	P, Q,	CMi
Plebeia sp. 1	+	-	POP	P, Q, LM	CMi
Plebeia sp. 2	+	-	POP	P, Q,	CMi
Plebeia sp. 3	+	-	POP	P, Q,	CMi
FORMICIDAE					
Ectatamma tuberculatum	+	-	PRE	P, Q, LM	CMi
Camponotus sp.1	+	-	PRE	P, Q, LM	CMi
Pseudomyrmex sp.1	+	-	PRE	P, Q	CMi
Pseudomyrmex sp. 2	+	-	PRE	P	CMi
Gogmptogenys sp. 1	+	-	PRE	P	CMi
BRACONIDAE					
Bracon sp. 1	*	*	PA	P	CI
Triaspis sp. 1	*	+	PA	P	CI
Apanteles cf sp. 1	+	-	PA	P	CMi
Aliolus sp. 1	*	+	PA	P	CMi
ICHNEUMONOIDAE					
sp. 1	-	-	PA	P	CI
BETHYLIDAE					
sp. 1	+	-	PA		CMi
EULOPHIDAE					
sp. 1	*	-	PA	P	CMi
sp. 2	+	-	PA	P	CMi
EURYTOMIDAE					
sp.1	*	-	PA	P	CMi
sp. 3	-	-	PA	P	CMi
PTEROMALIDAE					
sp. 1	**	+	PA	P	CI
sp. 2	*	+	PA	P	CI
sp. 3	+	-	PA	P	CMi
SCELIONIDAE					
sp. 1	+	-	PA	P	CMi
VESPIDAE					
Protopolybia acustiscustis	*	+	PA	P, Q, LM	CMi
Polybia sp. 1	*	+	PA	P, LM	CMi
DIPTERA					
DROSOPHILIDAE					
Drosophila sp. 1	*	+	HER	P, Q, LM	CI
Drosophila sp. 2	*	+	SAP	P, Q, LM	CI
CALLIPHORIDAE					
sp. 1	+	-	HER	P	CMi
CERATOPOGONIDAE					
sp. 1	+	-	PRE	P	CMi
PHORIDAE					
Pericyclocera sp. 1	+	-	HER	P	CMi
HETEROPTERA					
ANTHOCORIDAE					
Xylocaris sp.1	*	-	PRE	P	CMi

Tabla 1. Continuación.

ORDEN / FAMILIA / Genero	Fase masculina	Fase femenina	Grupo funcional	Localidad	Constancia
THAUMASTOCORIDAE					
Discocoris drakei	**	-	HER	P, Q, LM	CMi
Phymata sp. 1	+	-	PRE	P, Q, LM	CMi
LEPIDOPTERA					
Heterocera					
sp. 1	**	-	POP	P	CI
DERMAPTERA					
CARCINOPHORIDAE					
Euborellia sp.1	+	-	PRE	P	CMi
ARACNIDA					
THOMISIDAE					
Diaea sp. 1	+	-	PRE	P, Q, LM	CMi
Diaea sp. 2	-	-	PRE	P, Q, LM	CMi
Diaea sp. 3	+	-	PRE	P, Q, LM	CMi
Diaea sp. 4	+	-	PRE	P, Q, LM	CMi
SALTICIDAE					
Gen 1, sp. 1	+	-	PRE	P,Q	CMi
Gen 1, sp. 2	+	-	PRE	P,Q	CMi
Gen 1, sp. 3	-	-	PRE	P	CMi
ANYPHAENIDAE					
Gen 1 sp. 1	+	-	PRE	P	CMi
Gen 1 sp. 2	-	-	PRE	P	CMi
ARANEIDAE					
Gen 1, sp. 1	+	-	PRE	P	CMi

*** **muy abundantes** (cuando el número de visitantes florales de una especie sobrepasaba los 500 individuos); ****abundantes** (100-450 individuos), ***raro** (5-20 individuos), + esporádicos (especies con 1-4 individuos) y **ausente**, cuando no fue encontrado en alguna de las fases. Grupo funcional categorizado como: (POM) polinívoro obligado-monófago, (POP) polinívoro obligado-polífago, (HER) herbívoros, (PAR) parasitoides, (PRE) Predadores y (SAP) Saprófagos. Localidades (P=Porce-Antioquia, Q=Quibdo-Choco y LM=La Macarena-Meta). Constancias indicada como (CMa) máxima, (CI) intermedia y (CMi) mínima.

Abundancias

La abundancia de los visitantes en fase masculina como femenina, se caracterizó por tener pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos individuos. Una inflorescencia de *O. bataua* en fase masculina es visitada en promedio por 40 316 ± 18 960 (DS, Rango 23 587 - 64 326, n = 4) insectos. Las abundancias estuvieron relacionadas directamente con el tamaño de la inflorescencia y oferta de polen. El número de insectos que visitan las inflorescencias en fase femenina es menor, y generalmente son los mismos visitantes abundantes de la fase masculina. Una inflorescencia en fase femenina es visitada en promedio por 16 291 ± 2610 (DS, Rango 12 654 - 18 328, n = 3) insectos, los cuales son atraídos por mimetismo olfativo debido a que las flores en esta fase no proporcionan ninguna recompensa alimenticia.

Comportamiento

La hora de llegada de los visitantes en fase masculina y femenina fue crepuscular a nocturna (18:30 a 20:00 horas) y coincidió con el ritmo de apertura de los botones florales, la termogénesis y la liberación del aroma floral. A medida que las flores entraban en antesis, una nube de visitantes accedía a las flores. Esto se repetía día tras día a lo largo de toda la fase. La gran mayoría de visitantes que llegaron a las flores, presentaron comportamientos

y aprovechamiento de recursos florales de manera particular. Dependiendo del tipo y cantidad de recompensas que las inflorescencias ofrecieron, los insectos permanecían o abandonaban la inflorescencia. Las recompensas ofrecidas fueron alimento (polen, presas vivas y tejidos florales), ubicación de parejas, sitios para el desarrollo de sus estados inmaduros. Entre las especies que realizan su ciclo de vida completo o parte de él en la inflorescencia están *Baridinae* Gen 4, sp.1 (Figura 4a), *A. tricarinatus* (Figura 4c), *Phyllotrox* sp. 35(Figura 4d), *Terires* sp. 1 (Figura 4j), *Mystrops* sp. 1(Figura 4m) y *Mystrops* sp. 2 (Figura 4n).

Constancia

Se presentó constancia de visita en las especies *Baridinae* Gen 4, sp.1, *A. tricarinatus*, *Terires* sp. 1, *Phyllotrox* sp. 35, *Mystrops* sp. 1, y *Mystrops* sp. 2, debido a que sus abundancias no presentaron diferencias significativas ($F= 0.8$, $p< 0.001$) entre los meses y a lo largo del año. Entre tanto, la mayoría de especies restantes no presentaron constancia debido a que sus abundancias variaron a lo largo del año. La mayor fluctuación ocurrió de noviembre a febrero, coincidiendo con el mayor número de individuos de *O. bataua* en floración. La constancia de visita determinada a partir de la presencia y abundancia de visitantes florales a lo largo del periodo reproductivo, permitió clasificar los visitantes en tres grupos diferentes. 1. C**onstancia máxima (CMa)**, corresponde a insectos que se presentaron en todas las inflorescencias a lo largo del periodo reproductivo de *O. bataua* 2. **Constancia intermedia (CI)** corresponde a los visitantes que se encontraron únicamente en el pico de floración. **3. Constancia mínima (CMI)** son los insectos que se encontraron en menos del 10% de las inflorescencias, ocasionalmente acceden y en fase masculina únicamente, sus abundancias no sobrepasan los 10 individuos (Tabla 1).

Eficiencia

La importancia relativa de cada visitante como polinizador (IRP), muestra que de las 36 especies de insectos que visitan las inflorescencias de *O. bataua* en fase femenina, tan solo las especies *Baridinae* Gen 4, sp. 1*, Phyllotropx* sp. 35 son sus polinizadores efectivos contribuyendo con cerca del 95% de flujo de polen (Tabla 2). Las especies *Mystrops* sp. 1 y *Anchylorhynchus* sp. 2 son polinizadores secundarios o copolinizadores, especies de Apidae: Meliponine ocasionalmente participan en la polinización y las restantes son visitantes sin participación en la polinización (Tabla 2).

Distribución

Las inflorescencias de *O. bataua* en las tres localidades fueron visitadas por las mismas especies abundantes, constantes y que participan en la polinización (Tabla 1). Algunas especies de Apidae: Meliponinae y la mayoría de los visitantes ocasionales encontrados en Porce, no se presentaron en las dos localidades adicionales (Q y LM) y la mayoría de las especies de parasitoides fueron exclusivos para la localidad de Porce (Tabla 1).

DISCUSIÓN

Las inflorescencias de *O. bataua* exhiben rasgos florales comparables a los de otras especies del género (Tabla 3), estos rasgos han sido asociados a palmas polinizadas por coleópteros (síndrome de cantarofilia) e incluyen flores con antesis corta y nocturna, flores sin atractivos visuales con colores blancos o crema, ausencia de néctar como suplemento alimenticio, pero abundante polen como recompensa floral, estambres numerosos, producción de aromas florales sincronizada con el aumento de temperatura interna de sus inflorescencias y flores aptas para ser utilizadas como lugar de reproducción por sus polinizadores (Faegri & Van der Pijl 1979, Henderson 1986, Dafni 1992, Henderson 2002).

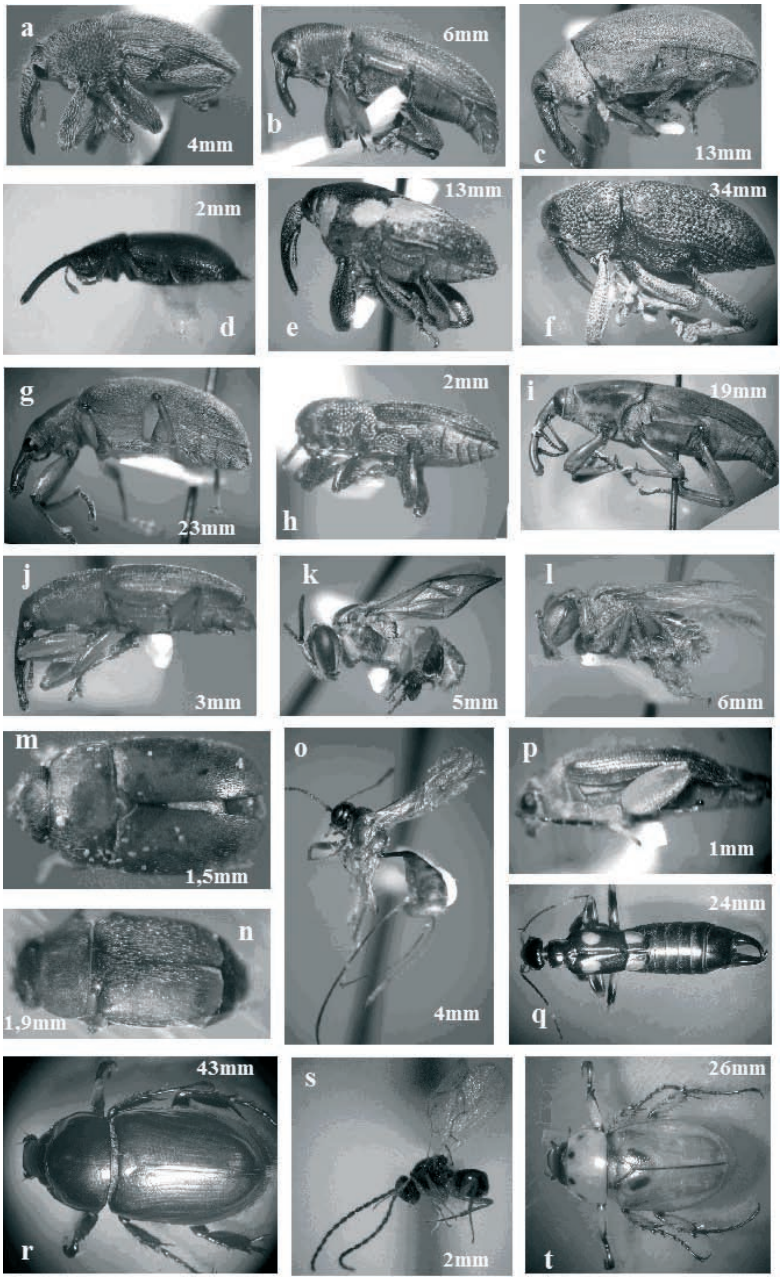

Figura 4. Visitantes florales de *O. bataua. Baridinae* Gen 4, sp. 1 (a), *Andranthobius* sp.1(b), *Anchylorhynchus tricarinatus* (c), *Phyllotrox* sp. 35 (d), *Palmocentrinus* sp. 1(e), *Cryptorhynchinae* Gen 1 sp.1 (f), *Anchylorhynchus* sp.2 (g), *Parisoschoenus* sp.1 (h), *Metamasius hemipterus* (i), *Terires* sp.1 (j), *Scaptotrigona* sp.1(k), *Oxytrigona daemoniaca* (l), *Mystrops* sp.1 (m), *Mystrops* sp. 2 (n), Ichneumonoidae sp. 1 (o), Chrysomelidae sp.1 (p), *Xylocaris* sp.1 (q), *Aspidolea fuliginia* (r), Pteromalidae sp.1(s), *Cyclocephala discolor* (t). Longitud en milímetros (mm) medida desde el ápice de la mandíbula hasta el último segmento abdominal.

El hecho que *O. bataua* sea una palma monoica, pero dicogamica con protandria marcada, hace improbable la autopolinización y al no haber coincidencia de varias inflorescencias en el mismo individuo dificulta la geitonogamia. La separación temporal entre fases, establece que esta palma sea funcionalmente dioica, con individuos con funciones estaminadas y funciones pistiladas temporalmente. La dicogamia al parecer es un fenómeno común en palmas tropicales (Essig 1971, Mora-Urpí & Solís 1980, Bullock 1981, Beach 1984, Anderson *et al*. 1988, Scariot *et al*. 1991, Padilha *et al*. 2003).

Debido a que la separación de fases favorece la fecundación cruzada, que los resultados de alogamía y polinización abierta presentaron los valores más altos en la producción se semillas viables y como no se presenta apomixis, *O. bataua* pueda ser considerada predominantemente xenogámica. El bajo número de granos atrapados en las trampas instaladas cerca de las inflorescencias en fase masculina y la ausencia de polen en las trampas cercanas a las inflorescencias en fase femenina sugieren que el viento no contribuye de manera eficiente en el flujo de polen en *O. bataua*. En consecuencia, la polinización en *O. bataua* es dependiente y la realizan exclusivamente sus insectos visitantes.

En razón a que las flores de *O. bataua* atraen y mantienen a diversos y abundantes insectos (Tabla 1) la mayoría de los cuales participa poco en el flujo de polen (Tabla 2), resulta importante determinar el papel de cada uno de ellos en la polinización. Los índices IVIP e IRP para polinizadores de palmas y que proponemos por primera vez en el presente trabajo, reúnen atributos ecológico-evolutivos que se presume deben tener los polinizadores eficaces de cualquier grupo de plantas. Tales atributos son especificidad, fidelidad, constancia y eficiencia (Dafni 1992, Kearns & Inouye 1993, Pellmyr 2002). Los rasgos selectivos que imponen las palmas con su morfología como son: la temporalidad en el desarrollo floral, el tipo de atrayentes y respuesta al mimetismo químico, se convierten en filtros que permiten definir claramente los polinizadores (Figura 5). Con lo anterior, podemos afirmar que de las 81 especies de insectos que visitan las flores de *O. bataua* en fase masculina y de las 32 en fase femenina, tan solo las especies *Baridinae* Gen 4, sp. 1*, Phyllotrox* sp. 35 son polinizadores efectivos, ya que transfieren de manera eficiente cerca del 95% de polen que fertiliza las flores. Especies como *Anchylorhynchus* sp. 2, *Anchylorhynchus tricarinatus y Mystrops* sp.1 participan en menor grado en el flujo de polen (Tabla 2) y especies como *Oxytrigona daemoniaca* (Figura 4l), *Oxytrigona mellicolor* y *Andranthobius* sp.1 son polinizadores ocasionales.

Debido a que los polinizadores de *O. bataua Baridinae* Gen 4, sp. 1*, Phyllotrox* sp. 35, dependen de las flores para su reproducción, estos mantienen constancia, fidelidad, especificidad y presentan amplia distribución geográfica, ya que las encontramos en las tres localidades muestreadas, al igual que Küchmeister *et al*. (1998) quien la registró en la Amazonia brasileña y García (1988) en la Amazonia ecuatoriana. Ello nos permite sugerir la existencia de una intima asociación y alta especialización entre estas especies de coleópteros con las flores de *O. bataua.*

La especialización aquí sugerida entre *O. bataua* y sus polinizadores, también ha sido encontrada en otras especies de palmas con sus respectivos polinizadores (Lepesme 1947, Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberguer 1990, Ervik 1993, 1995, Bernal & Ervik 1996, Henderson 2002, Franz 2005, Franz & Valente 2005, Núñez *et al.* 2005, Valente 2005). *O. bataua* presenta condiciones ecológicas para mantener la especialización, floreciendo a lo largo del año, presentando inflorescencias con un ciclo floral largo, proporcionando abundante polen, presentando

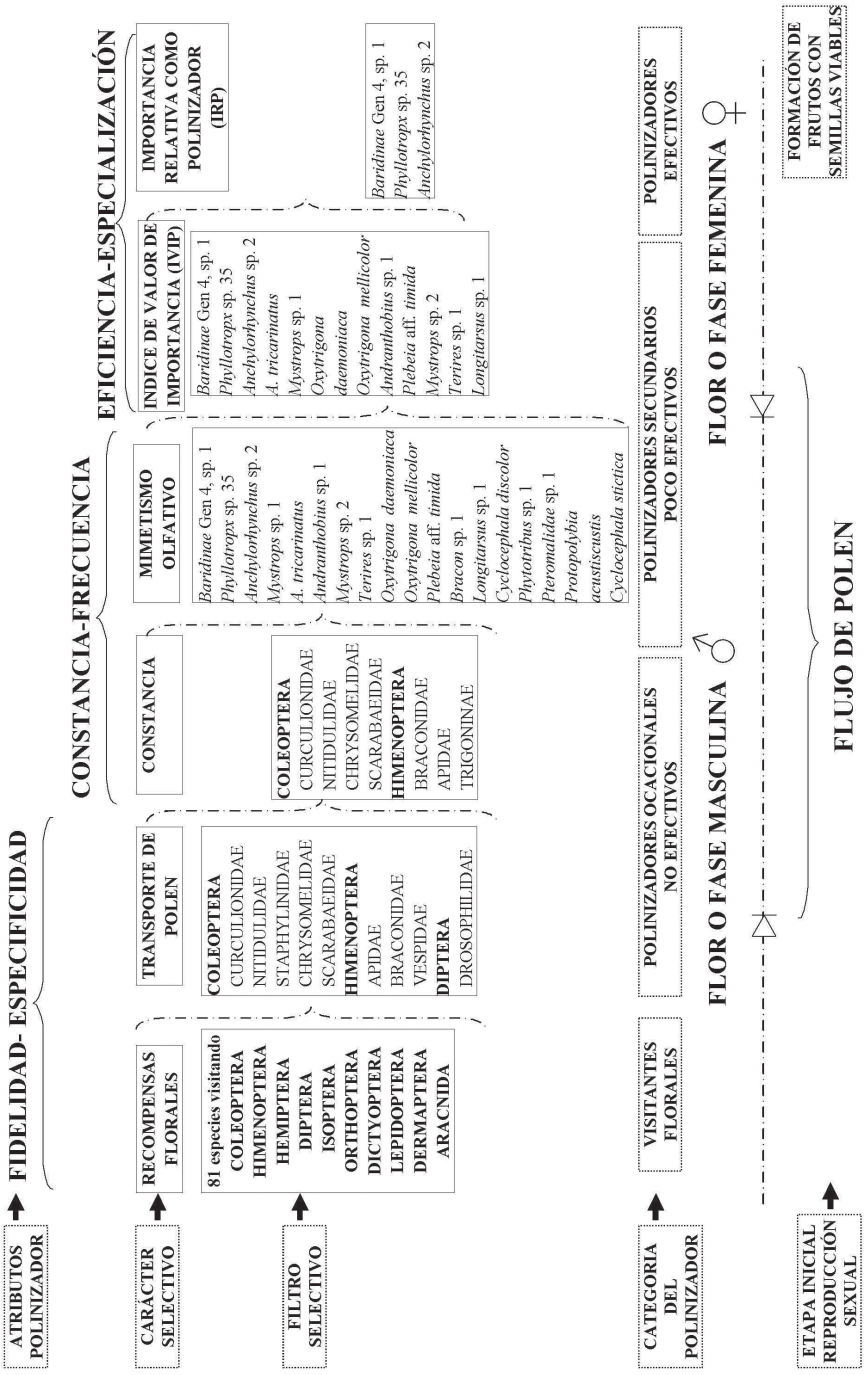

Figura 5. Atributos y factores selectivos impuestos a los visitantes florales para categorizar los polinizadores efectivos de *Oenocarpus bataua.*

mecanismos de atracción especializados a partir de inflorescencias grandes y llamativas, al igual que la producción de aromas con constituyentes químicos específicos e inflorescencias termogénicas que facilitan el desarrollo de los estadios inmaduros de sus polinizadores.

Los resultados encontrados en esta investigación como son la producción de aromas florales con una composición química especifica, la ocurrencia de sincronización entre el calentamiento interno de las inflorescencias, la volatilización de los aromas y la respuesta de los polinizadores a los aromas emitidos, son pruebas importantes del papel que cumplen los aromas florales en el mantenimiento de la especialización entre *O. bataua* y sus polinizadores, como ha sido mencionado en otros trabajos (Borchsenius 1997, Ervik *et al.* 1999, Knudsen 1999, Knudsen *et al.*1999, Núñez *et al*. 2005).

Los aromas florales funcionan como guías para ubicar especies y dirigir los polinizadores hacia la palma hospedera, facilitando así un forrajeo más eficiente. Como resultado de una atracción positiva de sus vectores de polen, las plantas aseguran la polinización y través de ella, el intercambio genético en sus poblaciones. A esto se añade que el predominio de compuestos en los aromas, se ha sugerido como el resultado de la selección en favor del mantenimiento de sistemas de polinización especializados (Hills *et al.* 1972, Norris & Whitten 1983, Dobson 1987).

Tabla 2. Índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de *Oenocarpus bataua.* Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), capacidad de transporte de polen (CTP), eficiencia en transporte de polen (ETP), constancia (C) y fidelidad (F).

POLINIZADORES	AB	CTP	ETP	C	F	IVIP	IRIP
Baridinae Gen 4, sp. 1	3526	569	69344	1	1	1 39 124 451 136	72.54
Phyllotrox sp. 35	3330	349	41625	1	1	4 837 532 625	25.22
Anchylorhynchus sp. 2	1500	235	12172	0.91	0.5	1 952 236 650	1.018
A. tricarinatus	586	236	9669	1	1	1 337 184 024	0.697
Mystrops sp. 1	823	167	6103	1	1	838 802 423	0.437
Andranthobius sp.1	337	78	1011	1	1	26 575 146	0.013
Mystrops sp. 2	218	123	890	1	0.33	7 875 271	0.004
Discocoris drakei	125	25	197	0.66	0.33	134 083	0.001
Terires sp. 1	142	65	532	0.75	1	368 2770	0.001
Oxytrigona daemoniaca	138	669	1437	0.91	0.5	60 363 354	0.031
Oxytrigona mellicolor	93	456	1751	0.75	0.5	27 846 153	0.014
Plebeia aff. *timida*	48	378	940	0.66	1	11 256 537	0.005
Bracon sp.1	41	45	116	0.66	0.5	70 626	0.0003
Longitarsus sp. 1	20	146	113	0.5	0.33	54 443	0.00002
Cyclocephala discolor	18	346	283	0.41	0.5	361 317	0.0001
Phytotribus sp. 1	25	152	135	0.25	1	128 250	0.00006
Pteromalidae sp.1	20	23	26	0.58	0.5	3468	0.00001
Protopolybia acustiscustis	15	68	42	0.58	0.33	8199	0.000004
Cyclocephala stictica	26	346	273	0.5	0.5	613 977	0.000328

Tabla 3. Comparación de caracteres reproductivos presentes en diferentes especies del género *Oenocarpus* (Palmae : Arecaceae).

	Oenocarpus bacaba	***Oenocarpus minor***	***Oenocarpus mapora***	***Oenocarpus bataua***
Fenología reproductiva	No reportada	No reportada	Todo el año	Diciembre-enero
Hora de antesis	Nocturna	Nocturna	Nocturna	Nocturna
Duración antesis Fase femenina	5 días	3 días	4 días	7días
Duración antesis fase masculina	15 días	7-10 días	9 días	15 días
Dicogamia	protándica	protándica	protándica	protándica
Polinización anemofila	Sin reporte	Sin reporte	No	No
Recompensas florales	Polen	Polen	Polen	Polen
Termogénesis fase femenina	13.2 °C	9.2 °C	3.4 °C	4.5º C
Termogénesis fase masculina	10.0°C	8.9°C	3.2°C	5.8
Aroma floral	frutos maduros	frutos maduros	Epi-biciclosesqui felandreno, limoneno	α-gurjuneno ciclozativeno transcariofileno
Principal polinizador	Sin reporte	Sin reporte	*Mystrops* sp. 1 *Phyllotrox* sp. 39 *A. albidus*	*Baridinae* Gen 4, sp. 1, *Phyllotrox* sp. 35
Referencia	Küchmeister *et al.* 1998		Núñez 2007	Este estudio

Otra prueba innegable del papel del aroma floral en el mantenimiento de la especialización entre *O. bataua* y sus polinizadores la encontramos en el papel de las flores femeninas, las cuales al no ofrecer ningún tipo de recompensa floral, deben imitar el atrayente de las flores masculinas para asegurar la visita y posterior vertimiento de polen en sus estigmas. Los polinizadores son atraídos y engañados en un fenómeno conocido como mimetismo olfativo, el cual semeja a un mimetismo Bakeriano (Olesen & Balslev 1990, Listabarth 1993, Knudsen *et al.* 1999). El mimetismo se presenta por el alto porcentaje de similitud entre los compuestos del aroma que emiten las inflorescencias en fase masculina y femenina. Dicho mimetismo olfativo también ha sido sugerido en *Attalea allenii* y *Wettinia quinaria* (Núñez *et al.* 2005), *Geonoma acaulis* y *G. gracilis* (Listabarth 1993). En nuestro caso la similitud encontrada fue 92%, valor muy cercano al encontrado en otras especies de palmas, como ocurre en *Ceroxylon alpinum,* con 86.3% de similitud, *Mauritia flexuosa* con 83.7% (Tollsten *et al.* 1995), *Phytelephas seemannii* y *P. microcarpa,* con 99%, *Aphandra natalia,* con 84.2% y *Amandra decasperma,* con 76.5% (Ervik *et al.* 1999), *Wettinia maynensis* con 75.4% (Rodriguez & Balslev datos no publ.), *Geonoma machrostachys* con 88% (Knudsen *et. al* 1999); *Attalea amygdalina* con 94.1% (Lopera 2003).

Otro aspecto que puede respaldar la especialización de *O. bataua* con sus polinizadores lo podemos encontrar a través de las evidencias que muestran el alto grado de diversificación de las especies de Curculionidae asociadas a palmas. Se han reportado 45 géneros y un número incalculable de especies asociadas a las flores de la familia de las palmas, muchas de ellas con alta especificidad, cumpliendo un papel eficiente en la polinización (Franz 2005, Franz & Valente 2005, Valente 2005).

La continua evidencia de especialización entre palmas y sus polinizadores ha llevado a

sugerir la existencia de procesos coevolutivos (Henderson 1986, Silberbauer-Gottsberger 1990, Henderson 2002, Núñez *et al.* 2005, Franz 2005, Franz & Valente 2005, Valente 2005). Con los resultados encontrados en éste trabajo, podemos sugerir que *O. bataua* es un caso más de los que refuerzan la idea de la existencia de coevolución entre palmas y los insectos que las polinizan. Desafortunadamente, solo con la realización de trabajos comparativos, en varias localidades con la revisión taxonómica completa de los polinizadores y con investigaciones que aborden de manera más profunda la interacción palma polinizadores, es que podremos validar la idea y así ratificar la existencia de coevolución entre palmas y polinizadores como un proceso comparable a los casos bien conocidos de coevolución planta-polinizador documentados en otros grupos de plantas (Thompson 1994, Pellmyr 2002).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a la Dirección de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín (DIME) por la financiación del proyecto, a la Fundación Universitaria del Trópico Americano-Unitropico, por facilitar los laboratorios y equipos ópticos, a las Empresas Publicas de Medellín EPM por el apoyo logístico, a Rodrigo Bernal por sus comentarios y apoyo en la realización del presente trabajo, a Carmenza Duque y Diana Sinuoco por el acceso al laboratorio de aromas de la Universidad Nacional, a Enrique Gutiérrez, Ángel García, Albeiro Mesa y demás auxiliares por la colaboración en las extenuantes jornadas de trabajo de campo y a los entomólogos que contribuyeron en las identificaciones de los insectos: Edgar Palacio (Hymenoptera- Formicidae), Diego Campos (Hymenoptera; Braconidae), Jhon César Neita (Dynastinae), Víctor Hugo González (Apidae), Alex Sabogal y Camilo Córtes (Aracnida).

LITERATURA CITADA

Anderson, A., B. Overal & A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. Biotropica 20:192-205.

Arango, D. A. 2004. *Crecimiento y mortalidad de la regeneración de Euterpe oleracea y Oenocarpus bataua (Medio Atrato, Colombia)*. Tesis Maestría en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

Balick, M. J. & S. Gershoff. 1981. Nutritional evaluation of the *Jessenia bataua* palm. Source of high quality protein and oil from Tropical America. Economic Botany. 25: 261- 271.

Balick, M. J. 1982. Palmas neotropicales nuevas fuentes de aceite comestible Interciencia. 7: 25-29.

Balick, M. J. 1992. *Jessenia y Oenocarpus: Palmas aceiteras neotropicales dignas de ser domesticadas*. Estudio FAO Producción y protección vegetal 88. Roma FAO.

Beach, J. H. 1984. The reproductive biology of the peach or "pejibayé" palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the Atlantic Lowlands of Costa Rica. Principes 28: 107-119.

Bencke, C. & P. Morellato. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação representação. Revista Brasileira de Botánica 25:269-275.

Bernal, R., G. Galeano & H. Henderson. 1991. Notes on *Oenocarpus* (Palmae) in the Colombian Amazon. Brittonia 43 (3): 154-164.

Bernal, R. & F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to staphylinid beetles. Biotropica 28: 682-696.

Borchsenius, F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. sodiroi (Arecaceae). Plant Systematics and Evolution 208: 187–196.

Bullock, S. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. Principes 25:101-105.

Collazos, M. & M. Mejía. 1988. Fenología y poscosecha de milpesos *Jessenia bataua* (Mart) Burret. Acta Agronómica 38:53-63.

Dafni, A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press, Oxford.

De steven, J. 1987. Vegetative and reprodutive phenologies of a palm assemblage in Panama. Biotropica 19:342-356.

Dobson, H. 1987. Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. Oecologia 72:618-623.

Dubois, D. M. 1973. An index of fluctuations, do connected with diversity and stability of ecosystems: aplication in the Lotka Volterra model and in an experimental distribution of species. Rapport de sythèse III. Programme National sur I`environment Ohysique et Biologique, Proyect Mer. Commision Interministérielle de la Politique Scientifique. Liège.

Duque, F. A. 2000. *Aportes a la biología reproductiva de Euterpe oleracea Mart. y Oenocarpus bataua Mart. dentro del proyecto centro de desarrollo tecnológico y productivo del bosque para la región de Medio Atrato*. Informe Colciencias. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* in Ecuador (Phytelephantoideae). Págs. 7-12 en: W. Barthlott, C. Naumann, C. Schmidt-Loske & K. Schuchmann (eds). *Animal-plant Interactions in Tropical Environments. Zoologische.* Zoologisches Forschunginstitute and Nuseum Alexander Koening, Bonn.

Ervik, F. 1995. Comparative studies of pollination biology in neotropical palms. PhD thesis, University of Aarhus, Denmark.

Ervik, F., L. Tollsten & J. Knudsen. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). Plant Systematics and Evolution 217: 279-297.

Essig, C. B. 1971. Observations of pollination in *Bactris*. Principes 15: 20-24.

Faegri, K. & L. Van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. New York.

Franz, N. 2005. Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). Systematic Entomology 31:1-68.

Franz, N. & R. Valente. 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils: from associations to homology. Invertebrate Systematics 19: 499-530.

Galeano, G. & R. Bernal. 1987. Palmas del Departamento de Antioquia: Región Occidental. 1 ed. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Galeano, G. 1992. Patrones de distribución de las palmas de Colombia. Bull. Inst. Fr. Études Andines. 21:599-607.

García, M., 1988. *Observaciones de la polinización en Jessenia bataua (Arecaceae) en la reserva de producción faunística Cuyabeno, Amazonia del Ecuador*. Tesis en biología Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Guisande, C. 2005. *Tratamiento de datos*. Ediciones Díaz Santos. España.

Henderson, A. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. Botanical Review 52:221-259.

Henderson A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton Univesity Press, Princeton, New Jersey.

Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press.

Hills, H., P. Willians & C. Dodson. 1972. Floral fragrance and isolation mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidiaceae). Biotropica 4: 61-76.

Jelínek, J. 1992. Nitidulidae (Coleoptera) associated with flowers of oil palm, *Elaeis guineensis* (Arecales, (Arecaceae), in Rwanda.

Acta Entomologica Bohemoslovachia 89:409-428.

Kearns, C. & D. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologist. University Press of Colorado, Niwot.

Kevan, P. & G. Beaker. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology 28:407-453.

Knudsen, J. T. 1999. Floral scent chemistry in geonomid palms (Palmae: Geonomeae) and its importance in maintaining reproductive isolation. Memoirs of the New York Botanical Garden 83: 141–168.

Knudsen, J. T., S. Andersson.& P. Bergman. 1999. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understorey palm of the Amazonian rain forest. Oikos 85:409-418.

Küchmeister, H., A. Webber, G. Gottsberger & I. Silberbauer-Gottsberger. 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. Acta Amazonica 28:217- 245.

Küchmeister, H. 1997. *Reproduktionsbiologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet*. Ph. D. Thesis, Justus-Liebig-Universität, Gießen, Germany.

Lepesme, P. 1947. Les insectes des palmiers, Paul Lechevaller. Paris.

Listabarth C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis* and *G. interrupta*. Botánica Acta 106: 496–506.

Lopera. P. 2003. *Polinización de Attalea amygdalina.* Trabajo de grado, Universidad de Antioquia. Medellín.

Miller, C. 2002. Fruit production of the Ungarahua Palm (*Oenocarpus bataua,* Arecacea) in an indigenous manage reserve. Economic Botany 56:165-176.

Mora-Urpí, J. & M. Solis.1980. Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K (Palmae). Revista de Biología Tropical 30: 174-176.

Norris, H. & M. Whitten. 1983. Orchid floral fragrances and male Euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. Biological Bulletin 164: 355-395.

Núñez L. A. 1999. *Estudio de biología reproductiva y polinización de Attalea allenii y Wettinia quinaria (Palmae) en la Costa Pacífica colombiana.* Trabajo de grado, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Bogotá.

Núñez L. A. 2007. *Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas Oenocarpus bataua, Oenocarpus mapora y Euterpe precatoria (Palmae:Arecoideae: Euterpeae) en un bosque de los andes en Colombia*. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Núñez L. A**.,** R. Bernal & J. Knudsen 2005. Diurnal palm pollination by mytropine beetles: is it weather-related? Plant Systematics and Evolution 208:187–196.

Olsen, J. & H. Balslev. 1990. Flower biology and pollinators of the Amazonian monoecius palm, *Geonoma macrosthachys*: A case of Bakerian mimicry. Principes 34:181-190.

Padilha, O., G. Couturier, & P. Beserra. 2003. Biologia da polinização da palmeira tucumãn (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. Acta Botânica Brasileira 17: 343-353.

Pascual, M & J. M. Cano .1988. Estimación de la carga polinica en escarabaeidos antófilos (Coleoptera: Scarabaeoidea). Elitrón 2: 25-29.

Pellmyr O. 2002**.** Pollination by animals. Págs 157-184 en: C. Herrera & O. Pellmyr (eds.), *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford, Blackwell Science Publishing.

Ruiz, R. R. & J. C. Alencar. 2004. Comportamento fenológico da palmeira patauá (*Oenocarpus bataua*) na floresta Adolfo Duck, Manaus, Amazonas, Brasil. Acta Amazonica 34:553-558.

Scariot, A., O. Lleras & J. Hay. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica 23:12-22.

Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and evolution in palms. Phyton 30: 213–233.

Thompson, J. 1994. The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.

Tollsten, L., F. Ervik, & J. Knudsen, 1995. Flower scent and pollination in selected neotropical palms. En, Ervik F. *Comparative studies of pollination biology in neotropical palms*. Tesis Doctoral. University of Aarhus, Dinamarca.

Uhl, N. & H. Moore. 1977. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. Biotropica 9:170-190.

Valente R. 2005. *O gênero Celestes (Curculionidae:Erirhininae) filogenia, sistemática e evolução com palmeiras hospedeiras.* Tesis Doctoral. Universidad de São Paulo. Brazil.

Vélez, G. A. 1992. Estudio fenológico de diecinueve frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la región de Araracuara-Amazonia colombiana. Colombia Amazónica 6:135-186.

Zapata, T. R. & M. T. K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10: 221-230.

Recibido: 16/02/2007
Aceptado: 30/01/2008

Anexo 1. Composición química de los aromas florales en fase masculina y femenina de *Oenocarpus bataua*. Se consideran compuestos dominantes aquellos que constituyen más del 10% del total de la cantidad de aroma floral. (-) indica ausencia del compuesto.

Aromas florales	Masculina Rango	Femenina Rango
No individuos muestreados	5	5
No de flores por muestra	4500 - 13 800	1200 - 1500
Número de compuestos	26 - 36	27 - 38
Número de compuestos>1%	16	18
Número de compuestos<1%	20	15
Clases de compuestos		
Acidos grasos derivados	0.02	0.04
Benzenoides	0.001	0.03
Terpenos irregulares	2.4	3.6
Monoterpenos hidrocarbonados	13.3	9.8
Monoterpenos oxigenados	6.8	7.2
Sesquiterpenos hidrocarbonados	68.9	73.6
Sesquiterpenos oxigenados	3.7	5.8
Compuestos nitrogenados	0.04	0.09
Compuestos aromáticos	0.02	0.05
Desconocidos	4.7	3.8
Compuestos dominantes		
α-Gurjuneno	31.5 - 42.0	21.3 - 43.9
Aromadendreno	3.6 - 4.7	1.6 - 3.1
Ciclozativeno	13.6 - 24.6	12.6 - 25.8
Linaool	2.1 - 3.2	2.0 - 2.2
β-Maalieno	2.1 - 2.3	2.5
Trans-cariofileno	2 - 2.5	3.4 - 3.8
α-Cubebeno	1.2 - 1.4	1.2 - 1.6
E-4,8-Dimetil-1,3,7nonatrieno	1.1 - 2.1	1.4
Mirceno	1.09 - 1.23	1.8 - 2.3
Cariofileno	1.08 - 1.2	1.3 - 1.6
β-Drimeneno	1.03 - 1.65	1.45 - 1.89
α-Felandreno	1.01 - 1.2	1.09 - 1.1
Alo-aromadendreno	1.0 - 1.2	-
Limoneno	0.4 - 1.6	0.11 - 1.8
γ-Elemeno	0.09 - 0.04	0.07-1.5
α-Selineno	0.04 - 1.2	0.2 - 1.1
γ-Cadineno	0.01 - 1.4	0.08 - 1.3
α-Beneno	0.01 - 0.9	0.01 - 1.8
α-Humuleno	0.01 - 0.9	0.7 - 1.9
α-Farneseno	0.01 - 0.02	0.03 - 0.1
α-Copaeno	1.76	1.85
α-Pineno	1.3	-
Metil ester	1.2	-
desconocidos		
43.91.121.151.159.119.220	1.1 - 1.6	0.8 - 1.3
41.91.105. 159.202	0.06 - 0.6	0.08 - 1.3
41.91.147. 175.218	0.01 - 0.04	0.01 - 0.1
41.91.119.175.218.230	0.02 - 0.04	0.06 - 0.09
93.105.119.133.161.189.204	0.09 - 1.1	0.06 - 0.3
73.89.105.119.133.147.204	0.01 - 0.04	0.08 - 1.3